

INFLUENCIA DE LA ACTIVIDAD DE *CAVIA APEREA* SOBRE LA ESTRUCTURA DEL HABITAT Y LA DISTRIBUCIÓN DE *AKODON AZARAE* Y *ORYZOMYS FLAVESCENS* (RODENTIA: CAVIIDAE, MURIDAE) EN BORDES DE CULTIVOS DE LA REGIÓN PAMPEANA (ARGENTINA)

David N. Bilenca¹
Emilio A. Cittadino¹
Fernando O. Kravetz¹

ABSTRACT

THE INFLUENCE OF *CAVIA APEREA* ACTIVITY ON HABITAT STRUCTURE AND DISTRIBUTION OF *AKODON AZARAE* AND *ORYZOMYS FLAVESCENS* (RODENTIA, CAVIIDAE, MURIDAE) IN CROPFIELD BORDERS OF THE PAMPEAN REGION (ARGENTINA). Seasonal variation of the activity of the wild guinea pig *Cavia aperae* Erxleben, 1777 ("standing crop" of fresh and dry faecal pellets), and the abundance (trap success) of the sigmodontine rodents *Akodon azarae* (Fischer, 1829) and *Oryzomys flavescens* (Waterhouse, 1837) in several croffield borders are measured. Borders with higher *C. aperae* activity showed less green cover and higher percentage of bare ground in autumn, winter and spring (Kruskal-Wallis tests $P < 0.05$ - $P < 0.001$). During winter, wild cavies left some borders and suddenly invaded borders that had remained underexploited. *A. azarae* and *O. flavescens* had higher abundances in borders with less *C. aperae* activity in winter, spring and summer (Chi-square homogeneity tests, $P < 0.05$ - $P < 0.001$). We propose that, during periods of high densities and food shortage (autumn-winter), the herbivory and construction of runways associated with *C. aperae* activity cause a severe damage of habitat structure, promoting dispersal movements of the species. Habitat destruction associated with *C. aperae* activity also affects the abundance and distribution of *A. azarae* and *O. flavescens*.

KEYWORDS. Argentina, *Cavia*, *Akodon*, *Oryzomys*, habitat structure.

INTRODUCCIÓN

REIG (1981) cita numerosos ejemplos de simpatría entre especies de roedores caviomorfos y múridos sigmodontinos en diferentes biomas del extremo meridional del continente sudamericano: *Octodon Bennett*, 1832 y *Phyllotis Waterhouse*, 1837 en el matorral del centro de Chile, *Octodontomys Palmer*, 1903 y *Eligmodontia* F. Cuvier, 1837 en el Monte, *Chinchilla Bennett*, 1829 y *Andinomys Thomas*, 1902 en la región andina, entre otros. En la pampa argentina, el cávido *Cavia aperae* Erxleben, 1777 (cuis pampeano) es simpátrico de los múridos sigmodontinos *Akodon azarae* (Fischer, 1829), *Oryzomys flavescens* (Waterhouse, 1837) y *Calomys laucha* (Olfers, 1818), que son las más frecuentes de esta familia en vastas áreas de la llanura pampeana. *C. aperae* es un

1. Depto. Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón II, 4° Piso (1428), Buenos Aires. Argentina.

herbívoro estricto de mediano tamaño (250-700g), que se alimenta en grupos, y que se caracteriza por desplazarse a través de las sendas que construye dentro de la vegetación (ROOD, 1972; CASSINI, 1991), en tanto que los roedores sigmodontinos poseen dietas generalistas (BILENCA et al., 1992), sus tallas son pequeñas (10-30g), sus desplazamientos no se restringen a sendas, y su organización social está basada en el espaciamiento territorial (ZULETA, 1989). Para REIG (1981), cávidos y sigmodontinos logran coexistir en simpatria gracias a que explotan el ambiente mediante distintas estrategias, lo que conlleva implícitamente la noción de que las interacciones recíprocas son de baja intensidad. DALBY (1975) ha registrado bruscas reducciones en los números de *A. azarae* y *O. flavescens* luego de la "irrupción" de *C. aperea* en un pastizal, y atribuyó dicho fenómeno a la pérdida de la cobertura vegetal que habría originado la actividad de los cuises. Esta observación pone de manifiesto que cávidos y sigmodontinos pueden mantener potencialmente fuertes interacciones mediadas por perturbaciones del habitat.

Los bordes adyacentes a los campos de cultivo constituyen en la actualidad los ambientes en donde se registran las mayores abundancias tanto de *A. azarae* y *O. flavescens* como de *C. aperea* dentro de los agroecosistemas de la región pampeana (CRESPO, 1966; ROOD, 1972; DE VILLAFANE et al., 1977; BUSCH et al., 1984; CASSINI, 1991). En este estudio se comparan los atributos de la estructura del habitat y la abundancia de *A. azarae* y *O. flavescens* entre bordes de cultivo que presentan distintos niveles de actividad de *C. aperea*, con el objeto de interpretar las posibles consecuencias derivadas de la actividad de los cuises en los bordes sobre la estructura de las comunidades de roedores sigmodontinos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Entre la primavera de 1991 y el invierno de 1992, se llevaron a cabo en la localidad de Diego Gaynor (34°18'S; 59°14'W), provincia de Buenos Aires, Argentina, muestreos estacionales de captura viva de roedores sigmodontinos en bordes adyacentes a los campos de cultivo, durante los meses de noviembre (primavera: 3 bordes), febrero (verano: 5 bordes), mayo (otoño: 4 bordes) y fines de agosto-principios de septiembre (invierno: 3 bordes). Los campos aledaños a los bordes contaban con una superficie de 25 hectáreas en promedio, y estaban cultivados con maíz, girasol o sorgo. Durante la primavera los cultivos se encontraban en su fase de crecimiento vegetativo, en verano estaban en plena madurez (previa a la cosecha), y en otoño e invierno permanecieron en estado de rastrojo (luego de la cosecha), permitiéndose en estos períodos el ingreso de vacunos para el pastoreo de los campos. Para el muestreo de pequeños roedores se emplearon trampas tipo Sherman cebadas con grasa vacuna y pasta de maní, dispuestas en líneas de capturas con una distancia entre trampas de 5m. El esfuerzo total de captura fue de 4242 trampas-noche. Los muestreos se realizaron durante 3 noches, incrementándose el esfuerzo durante la primavera y el verano de modo de obtener muestras representativas sobre la distribución de los sigmodontinos en épocas de baja densidad. A los animales capturados se les registró la especie, y fueron luego marcados por falangectomía y devueltos a sus sitios de captura. La abundancia de las especies de sigmodontinos fue estimada a partir del porcentaje de su éxito de captura (KRAVETZ et al., 1981): % éxito de captura = N° individuos capturados/trampas-noche \times 100.

Se utilizó el método de "cosecha en pie" de heces ("standing crop") para estimar la actividad de los cuises. Se dispusieron aleatoriamente en cada borde entre 12 y 20 muestreadores de 4 x 1m con centro en las trampas para captura de pequeños roedores. Fue fácil distinguir a las heces entre aquellas que indicaban un origen reciente (heces aún húmedas, de consistencia blanda y color verde intenso), de aquellas heces que indicaban un origen más lejano (heces secas, de consistencia quebradiza y color pardo). La cantidad de heces frescas de *C. aperea* fue tomada como medida directa de su abundancia, mientras que a la acumulación de heces secas se la consideró una medida de la utilización del borde en el pasado. Los bordes fueron comparados y clasificados en función de los números de heces frescas y secas, mediante la prueba no paramétrica por rangos de Kruskal-Wallis, y efectuando los contrastes a posteriori entre bordes mediante la prueba de comparaciones múltiples de Dunn con un error global de tipo I de 0.15 (DANIEL, 1978).

En cada una de las estaciones donde se contaron los signos de *C. aperea* se registraron los porcentajes de cobertura verde y de suelo desnudo, utilizando muestreadores de 1m². La diferencia en los niveles de cobertura verde entre bordes con distinto nivel de actividad de *C. aperea* fue utilizada como estimador de los efectos de herbivoría, y la diferencia en el porcentaje de suelo desnudo fue utilizada como medida del efecto de la construcción de sendas. Las comparaciones de ambos atributos de la estructura del habitat fueron realizadas de manera análoga a las efectuadas con los números de heces.

La distribución de *A. azarae* (n=279) y *O. flavescens* (n=48) entre bordes con distintos niveles de actividad de *C. aperea* fue comparada mediante la prueba de homogeneidad de Chi-cuadrado (BAILEY, 1981). Las restantes especies capturadas en el área de estudio, *C. laucha* (n=24), *C. musculus* (Thomas, 1913) (n=7) y *Mus musculus* Linnaeus, 1766 (n=6), no fueron incluídas en el análisis.

RESULTADOS

La abundancia de *C. aperea* en los bordes, estimada a partir del número de heces frescas, indica una dinámica poblacional en esta especie con un pico en el otoño, declinación en el invierno y mínima en la primavera, época a partir de la cual se incrementa nuevamente su densidad (tab. I).

En todas las estaciones del año se registraron diferencias estadísticamente significativas entre bordes respecto del número de heces de *C. aperea* (tab. II). En la primavera, los bordes difirieron en la cantidad de heces secas, pero no se registraron diferencias significativas en el número de heces frescas. En el verano uno de los bordes mostró una actividad significativamente mayor de cuises, tanto actual como acumulada, mientras que los cuatro bordes restantes no presentaron signos de actividad reciente. En el otoño, época del pico de abundancia de cuises (tab. I), todos los bordes mostraron gran cantidad de signos, si bien fue posible distinguir en términos relativos dos bordes con un bajo grado de actividad de la especie, uno de grado intermedio y otro de alta actividad. En el invierno (tab. II) se observó que de los tres bordes estudiados, uno de ellos mostró una gran cantidad de heces secas pero contaba relativamente con pocas heces frescas, mientras que otro borde mostró la tendencia opuesta; de este modo se distinguieron en términos relativos un borde con un importante uso pasado de cuises (probablemente utilizado intensamente durante el otoño), de otro habitado más recientemente, y de otro de baja actividad durante este período.

En la primavera se registró una menor cobertura verde y un mayor porcentaje de suelo desnudo en los bordes con mayores signos de actividad de *C. aperea* (tab. III). En el otoño se observó una relación inversa entre los valores de cobertura verde y de heces frescas de cuises, en tanto que los porcentajes de suelo desnudo fueron mayores en los bordes con niveles de actividad media y alta de *C. aperea* (tab. III). En el invierno (tab. III) el borde con mayor actividad pasada de *C. aperea* mostró el máximo porcentaje de suelo desnudo pero presentó un valor intermedio de cobertura verde, registrándose la mínima en donde los cuises hicieron un uso más reciente del borde, y la máxima en el borde se registró el nivel de actividad más bajo de la especie. En el verano los bordes con distinta actividad de *C. aperea* no difirieron significativamente en los porcentajes de cobertura verde o de suelo desnudo (tab. III).

Tabla I. Variación estacional de la abundancia de *Cavia aperea* en bordes de cultivos, estimada por los valores medianos de heces frescas por muestreador (medias entre paréntesis, rangos entre corchetes). K-W: estadístico de Kruskal-Wallis. Letras distintas representan diferencias significativas (prueba de múltiples contrastes de Dunn). *** P<0,001. Diego Gaynor (Argentina), octubre 1991 - septiembre 1992.

PRIMAVERA (n = 51)	VERANO (n = 60)	OTOÑO (n = 56)	INVIERNO (n = 45)	K - W
a	a	c	b	
0 (0,1) [0 - 1]	0 (0,3) [0 - 5]	4 (3,9) [0 - 9]	0 (1,1) [0 - 5]	108,7 ***

Tabla II. Clasificación de la actividad de *Cavia aperea* en los bordes de cultivo, resultante de la comparación de los valores medianos del número de heces por muestreador (rangos entre paréntesis). K-W: estadístico de Kruskal-Wallis. Letras distintas representan diferencias significativas (prueba de múltiples contrastes de Dunn). ** P<0,01; *** P<0,001. Diego Gaynor (Argentina), octubre 1991 - septiembre 1992.

	ACTIVIDAD					K - W	
	BAJA		MEDIA		ALTA		RECIENTE
PRIMAVERA	n=20	n=17		n=14			
HECES SECAS	2 ^a (0-5)	3 ^a (1-6)			4,5 ^b (1-8)		12,1**
HECES FRESCAS	0 (0-1)	0 (0-1)			0 (0-1)		0,5
VERANO	n=12	n=12	n=12	n=12	n=12		
HECES SECAS	0,5 ^a (0-4)	1 ^a (0-3)	1 ^a (0-3)	2 ^a (0-7)	8 ^b (1-12)		26,1***
HECES FRESCAS	0 ^a (0-1)	0 ^a (0-1)	0 ^a (0-1)	0 ^a (0-1)	0 ^b (0-5)		21,4***
OTOÑO	n=14	n=14		n=14	n=14		
HECES SECAS	3 ^a (1-9)	5 ^a (0-8)		9 ^b (2-12)	7 ^b (3-11)		18,7***
HECES FRESCAS	2 ^a (0-7)	2 ^a (0-5)		5 ^b (0-8)	6,5 ^c (3-9)		21,6***
INVIERNO	n=15				n=15	n=15	
HECES SECAS	6 ^a (1-11)				7 ^b (1-9)	11 ^c (5-15)	31,2***
HECES FRESCAS	0 ^a (0-1)				3 ^b (0-5)	0 ^a (0-1)	16,2***

Tabla III. Valores medianos de los porcentajes de cobertura verde (CV) y de suelo desnudo (SD) en bordes de cultivo con distinta actividad de *Cavia aperea*. Diego Gaynor (Argentina), octubre 1991 - septiembre 1992. Rangos entre paréntesis. K-W: estadístico de Kruskal-Wallis. Letras distintas representan diferencias significativas (prueba de múltiples contrastes de Dunn) * P<0,05; ** P<0,01; *** P<0,001.

	ACTIVIDAD					K - W
	BAJA	MEDIA	ALTA	PASADA	RECIENTE	
PRIMAVERA	n=20		n=31			
CV	90 (75-100)		85 (45-100)			7,2**
SD	15 (5-35)		35 (10-80)			14,2***
VERANO	n=48		n=12			
CV	55(30-85)		63 (40-80)			2,4
SD	15 (5-65)		30 (5 - 40)			0,1
OTOÑO	n= 28		n=14	n=14		
CV	70 ^c (40-90)		55 ^b (25-80)	20 ^a (5-45)		31,2***
SD	25 ^a (5-40)		30 ^b (15-55)	30 ^b (5-55)		6,0*
INVIERNO	n=15		n=15		n=15	
CV	80 ^c (65-95)		70 ^b (30-95)		50 ^a (20-80)	18,3***
SD	10 ^a (0-30)		25 ^b (5-50)		15 ^a (5-40)	13,2**

Tabla IV. Frecuencias y porcentajes de éxitos de captura (%EC) de *Akodon azarae* y *Oryzomys flavescens* en bordes de cultivo con distinta actividad de *Cavia aperea*. n: número de bordes. OBS: frecuencias observadas; ESP: frecuencias esperadas bajo la hipótesis nula de homogeneidad. Chi²: estadístico de Chi-cuadrado. * P<0,05; *** P<0,001.

	ACTIVIDAD					Chi ²
	BAJA	MEDIA	ALTA	PASADA	RECIENTE	
PRIMAVERA	n=1		n=2			
OBS	54		41			24,6***
ESP	31,3		63,7			
%EC	12,3		4,7			
VERANO	n=4		n=1			
OBS	27		1			4,7*
ESP	22,4		5,6			
%EC	1,5		0,2			
OTOÑO	n=2		n=1	n=1		
OBS	69		38	46		2,3
ESP	76,5		38,3	38,3		
%EC	29,6		32,6	39,5		
INVIERNO	n=1		n=1		n=1	
OBS	29		10		13	12,1***
ESP	17,3		17,3		17,3	
%EC	33,3		11,5		14,9	

A. azarae y *O. flavescens* presentaron mayores abundancias en los bordes con menos signos de actividad de *C. aperea* en primavera, verano e invierno (tab. IV). Mientras en primavera e invierno la abundancia de ambas especies de sigmodontinos fue cerca de tres veces superior en los bordes con menor actividad de cuises (tab. IV), en el verano la razón de las abundancias entre ambos tipos de borde aumentó a 7,5 veces (tab. IV). No se detectó una distribución diferencial de *A. azarae* y *O. flavescens* entre bordes de cultivo durante el otoño; las diferencias en el éxito de captura entre bordes en este período superaron el 30% (tab. IV).

DISCUSIÓN

Los resultados presentados proveen información acerca del estado del habitat, de la abundancia y distribución conjunta de *A. azarae* y *O. flavescens*, y de la actividad de *C. aperea* en 15 bordes de cultivo muestreados a lo largo del año. Hemos secuenciado estacionalmente los resultados, procurando reconstruir la dinámica de la interacción entre *Cavia*, la vegetación espontánea de los bordes y las especies de roedores sigmodontinos, y establecer los procesos dominantes que determinarían los estados observados en cada estación del año.

Dinámica de la relación *C. aperea*-vegetación. Las variaciones estacionales en la abundancia de *C. aperea* reflejan las respuestas reproductiva y de supervivencia de esta especie ante los cambios en la calidad del ambiente (ROOD, 1972). La respuesta en densidad de los cuises presenta un tiempo de retardo, con un desfase equivalente aproximadamente a una estación. Este desfase conduce a que al deterioro en la calidad del habitat para los roedores que se genera con la senescencia de las plantas de ciclo primavero-estival en los bordes durante el otoño (BONAVENTURA et al., 1992), se le suma el deterioro provocado por los cuises durante su pico de densidad, que se evidencia en una disminución de la cobertura verde y en un aumento del suelo desnudo (tab. III). El comportamiento de forrajeo localizado y en grupos característico de *C. aperea* (ROOD, 1972; CASSINI, 1991) contribuye así a agudizar las diferencias en la estructura del habitat entre los bordes de cultivo.

En el invierno, los cávidos abandonaron ciertos bordes e irrumpieron en otros que hasta ese entonces habían permanecido menos explotados (tab. II). Estos súbitos desplazamientos de *C. aperea* son aparentemente frecuentes en los agroecosistemas pampeanos (ROOD, 1972; DALBY, 1975; ZULETA, 1989), habiéndose registrado entre el otoño e invierno corrimientos en el centro del área de acción que han superado los 2 km (De Carli, comunicación personal). ROOD (1972) ha registrado que los cuises muestran una pronunciada pérdida de peso entre el otoño y el invierno, lo que indica que la disponibilidad de biomasa verde en esta época, es un factor limitante para *C. aperea*. Estas observaciones permiten adelantar la hipótesis de que los movimientos dispersivos de *C. aperea* entre el otoño y el invierno responden a factores densodependientes, y que la destrucción del habitat por los cuises forzaría su propio desplazamiento en épocas de altas densidades poblacionales y escasez de alimento. Entre el otoño y el invierno ocurre un incremento generalizado de la cobertura verde y una reducción en el porcentaje de suelo desnudo (tab. III). Ambos cambios están asociados con la emergencia de las plantas de ciclo otoño-invernal (BONAVENTURA et al., 1992). ROOD (1972) ha observado que en el invierno las plantas que rebrotan son rápidamente devoradas por los cuises, lo

que explicaría que los valores más bajos de cobertura verde en la etapa invernal se encuentren en los bordes con un mayor uso reciente de *C. aperea* (tab. III). Los bordes sobreexplotados que fueron abandonados por los cuises durante el otoño lograrían así recuperar la cobertura verde en el invierno más rápidamente que los bordes en donde los cuises presentan una actividad reciente (tab. III).

En la primavera perduran las diferencias en los atributos de la vegetación entre los bordes, probablemente a consecuencia de los efectos diferenciales del impacto que ejerciera *C. aperea* sobre la estructura del habitat durante el otoño y el invierno precedentes. Ello se infiere del hecho que los bordes en la primavera difirieron en la actividad pasada que tuvieron los cuises (heces secas) pero no en su abundancia (heces frescas, tab. II).

En el verano, las bajas densidades de cuises (tab. I), y las condiciones ambientales propicias que posibilitan a las plantas compensar mediante el rebrote las partes verdes consumidas por la herbivoría (BROWN, 1987), serían los factores que contribuyen a que no se observen efectos adversos significativos de los cávidos sobre la vegetación (tab. III), aún cuando los cuises continúan distribuyéndose diferencialmente entre los bordes de cultivo (tab. II).

Dinámica de la relación *C. aperea* - (*A. azarae* + *O. flavescens*) - vegetación. Los resultados permiten inferir que el deterioro de la estructura del habitat originado por la actividad de los cuises en los bordes de cultivo ejerce una acción indirecta sobre las especies de sigmodontinos que habitan fundamentalmente en este tipo de ambiente (*A. azarae* y *O. flavescens*), reduciendo su abundancia y afectando su distribución (tab. IV). Estos resultados son consistentes con las observaciones preliminares registradas por DALBY (1975) en pastizales de Balcarce.

El efecto del deterioro del habitat iniciado por los cuises en el otoño se expresan en la reducción de los números y la distribución diferencial de *A. azarae* y *O. flavescens* recién durante el invierno (tab. IV). Este proceso está mediado por aumentos relativos tanto de la mortalidad *in situ* como de la emigración desde bordes deteriorados, con bajos niveles de cobertura verde y alto porcentaje de suelo desnudo (tab. III), hacia otros bordes de mejor calidad. Esta explicación es consistente con evidencias registradas en numerosos trabajos (CRESPO, 1966; DALBY, 1975; BONAVENTURA & KRAVETZ, 1989), y señalan la selectividad de los múridos sigmodontinos por los microhabitats con alta cobertura verde dentro de los bordes en esta época del año.

La fijación de territorios reproductivos por parte de las hembras sobreinvernales de *A. azarae* en los bordes hacia el inicio de la nueva estación reproductiva, junto con los movimientos hembra-dependiente que desarrollan los machos (ZULETA, 1989), y con las bajas tasas de dispersión poblacionales en esta época del año (E. A. Cittadino, observaciones personales), contribuyen para que en la primavera se mantengan las diferencias en la densidad de cricétidos que quedaron establecidas entre los bordes durante el invierno precedente (tab. IV).

En el verano el cociente de la abundancia de *A. azarae* y *O. flavescens* entre bordes con distintos niveles de actividad de cuises es mayor que en invierno y primavera (tab. IV), pese a que en verano no se detectaron variaciones de consideración en los atributos de la vegetación que estuvieran asociadas con la actividad de *C. aperea* (tab. III). Una posible explicación a este fenómeno podría estar vinculada a que en el verano los campos de cultivo contiguos a los bordes se hallan en estado de madurez y ofrecen en determina-

dos sitios niveles de cobertura verde superiores a los que presentan los bordes, con lo cual existe la posibilidad de que *A. azarae* se disperse diferencialmente en dirección a los cultivos desde aquellos bordes que hacia fines de la primavera aún presentarían los efectos del deterioro ocasionado por *C. aperea*. ZULETA (1989) ha propuesto que los desplazamientos de *A. azarae* en dirección a los campos de cultivo durante el verano responden a factores densodependientes. Dichos desplazamientos estarían ligados a que en este período los individuos de *A. azarae*, y en particular las hembras, procuran establecerse en microhabitats que ofrecen altos niveles de cobertura verde, garantizando así su éxito reproductivo (BONAVENTURA et al., 1992).

La primavera y el verano son períodos de baja abundancia de *C. aperea* (tab. I), y en los que su impacto sobre la vegetación de los bordes de cultivo es de baja magnitud (tab. III), por lo que es de suponer que sus efectos sobre la abundancia y distribución de *A. azarae* y *O. flavescens* vayan disminuyendo paulatinamente (DALBY, 1975). El ingreso a los bordes de individuos de *A. azarae* y *O. flavescens* procedentes del campo tras la cosecha de los cultivos, juntamente con los factores de regulación densodependiente de las poblaciones de sigmodontinos durante su pico de densidad, que están mediados por relaciones jerárquicas intraespecíficas (ZULETA, 1989) constituyen los mecanismos que permiten explicar la distribución homogénea de *A. azarae* y *O. flavescens* entre los bordes durante el otoño (tab. IV), pese a que para el final del período otoñal los bordes guardan entre sí notorias diferencias en los porcentajes de cobertura verde y de suelo desnudo (tab. III).

Consecuencias de la actividad de *C. aperea* en los bordes sobre la organización de la comunidad de roedores sigmodontinos. Las perturbaciones localizadas generadas por la herbivoría y la construcción de sendas de *C. aperea* en los bordes de cultivos alteran el desarrollo de las poblaciones de roedores sigmodontinos. Este fenómeno cobra mayor relevancia si se tiene en cuenta que en la actualidad estas angostas franjas de habitats con vegetación espontánea, si bien representan una proporción muy pequeña de la superficie total, son fundamentales para el mantenimiento de las poblaciones de *A. azarae* y *O. flavescens* en los agroecosistemas (CRESPO, 1966; DE VILLAFANE et al., 1977). La reducción localizada de *A. azarae*, especie jerárquicamente dominante dentro de la comunidad de roedores sigmodontinos del área de estudio (BUSCH & KRAVETZ, 1992) podría conducir a que en ciertos bordes de cultivo exista una mayor permeabilidad para la invasión de aquellas especies que habitan en los campos contiguos (*Calomys* spp.). BUSCH & KRAVETZ (1992) han observado que la remoción de *A. azarae* de los bordes de cultivo permitió el aumento de las densidades de *C. laucha* y *O. flavescens* en dichos ambientes, a la vez que promovió una mayor frecuencia de desplazamientos entre campos y bordes de *C. laucha*, y una mayor tasa de permanencia (sobrevida) de esta especie en los campos de cultivo vecinos. En nuestro caso, donde la reducción en la densidad del principal competidor directo de *C. laucha* y *O. flavescens* en los bordes tiene lugar a través del deterioro del habitat, dicha reducción sólo beneficiaría a la primera de estas especies, que está adaptada a la colonización de ambientes perturbados (KRAVETZ, et al., 1981), pero no así a la segunda, la cual selecciona ambientes libres de perturbaciones y de buena calidad (DE VILLAFANE et al., 1977; BUSCH et al., 1984; BUSCH & KRAVETZ, 1992). Este beneficio que adquiere *C. laucha* para invadir los bordes resulta particularmente importante durante aquellos períodos en que se efectúan labores en los

campos de cultivo (arada, cosecha), en que la especie se dispersa temporariamente hacia los bordes para luego desde allí recolonizar los campos (DE VILLAFANE et al., 1988).

Los resultados y argumentos presentados nos permiten plantear la hipótesis de que la actividad de *C. aperea* en los bordes de cultivo de la región pampeana tiene un efecto negativo sobre el desarrollo de las poblaciones de *A. azarae* y *O. flavescens* que está mediado por un deterioro en las condiciones de la estructura del habitat. No obstante, futuros estudios manipulativos (y prolongados) que manejen las densidades de *C. aperea* y/o la estructura del habitat en los bordes de cultivos deberían efectuarse para poder corroborar experimentalmente la hipótesis planteada. La elucidación de esta hipótesis permitirá aportar al conocimiento de los mecanismos que estructuran las comunidades de pequeños roedores en los agroecosistemas pampeanos, y contribuir a la implementación de medidas para el control ecológico de aquellas especies de roedores que son reservorios de la Fiebre Hemorrágica Argentina (BUSCH et al., 1984).

Agradecimientos. A Pedro De Carli, quien ha contribuido en las tareas de campo, y a los revisores por sus oportunos comentarios sobre la versión original del manuscrito. Este estudio ha sido financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Técnica (CONICET) y por la Universidad de Buenos Aires.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAILEY, N. T. J. 1981. *Statistical methods in biology*. London, Hodder & Stoughton, 216p.
- BILENCA, D. N.; KRAVETZ, F. O. & ZULETA, G. A. 1992. Food habits of *A. azarae* and *Calomys laucha* in agroecosystems of Central Argentina. *Mammalia*, Paris, **56** (3): 371-383.
- BONAVENTURA, S. M. & KRAVETZ, F. O. 1989. Relación roedor-vegetación: importancia de la disponibilidad de cobertura verde para *Akodon azarae* durante el invierno. *Physis*, Buenos Aires, **47** (112): 1-5.
- BONAVENTURA, S. M.; KRAVETZ, F. O. & SUAREZ, O. V. 1992. The relationship between food availability, space use and territoriality in *Akodon azarae*. *Mammalia*, Paris, **56** (3): 407-416.
- BROWN, R. A. 1987. How do cereal plants compensate for damage by vertebrate pests? In: RICHARDS, C. G. J. & KU, T. Y. eds. *Control of mammal pests*. London, Taylor & Francis, p. 21-29.
- BUSCH, M.; KRAVETZ, F. O.; PERCICH, R. E. & ZULETA, G. A. 1984. Propuestas para un control ecológico de la Fiebre Hemorrágica Argentina a través del manejo del habitat. *Medicina*, B. Aires, Buenos Aires, **44** (1): 31-40.
- BUSCH, M. & KRAVETZ, F. O. 1992. Competitive interactions among rodents (*Akodon azarae*, *Calomys laucha*, *C. musculus* and *Oligoryzomys flavescens*) in a two-habitat system. II. Effect of species removal. *Mammalia*, Paris, **56** (4): 541-554.
- CASSINI, M. H. 1991. Foraging under predation risk in the wild guinea pig *Cavia aperea*. *Oikos*, Copenhagen, **62** (1): 20-24.
- CRESPO, J. A. 1966. Ecología de una comunidad de roedores silvestres en el Partido de Rojas, Provincia de Buenos Aires. *Revta Mus. argent. Cienc. nat. Bernardino Rivadavia*, Buenos Aires, **1** (3): 79-134.
- DALBY, P. 1975. Biology of Pampa rodents. *Publs Mich. St. Univ. Mus.*, Biological Series. East Lansing, **5** (3): 149-272.
- DANIEL, W. W. 1978. *Applied nonparametric statistics*. Boston, Houghton Mifflin, 503p.
- DE VILLAFANE, G.; KRAVETZ, F. O.; DONADIO, O.; PERCICH, R. E.; KNECHER, L.; TORRES, M. & FERNANDEZ, N. 1977. Dinámica de las comunidades de roedores en agroecosistemas pampeanos. *Medicina*, B. Aires, Buenos Aires, **37** (3): 128-140.
- DE VILLAFANE, G.; BONAVENTURA, S. M.; BELLOCQ, M. I. & PERCICH, R. E. 1988. Habitat selection, social structure, density and predation in populations of Cricetine rodents in the pampa region of Argentina and the effects of agricultural practices on them. *Mammalia*, Paris, **52** (3): 339-359.
- KRAVETZ, F. O.; BUSCH, M.; PERCICH, R. E.; MANJON, M. C. & MARCONI, P. N. 1981. Ecología de *Calomys laucha* (Rodentia, Cricetidae) en el departamento de Río Cuarto (Córdoba). I. Dinámica de la población. *Ecología*, Buenos Aires, **1** (5): 15-22.
- REIG, O. A. 1981. *Teoría del origen y desarrollo de los mamíferos de America del Sur*. Mar del Plata, Monografía Naturae, Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia". nº 1. 161p.
- ROOD, J. P. 1972. Ecological and behavioral comparisons of three genera of argentine cavies. *Anim. Behav. Monogr.*, Newark, **5** (1): 1-83.
- ZULETA, G. A. 1989. *Historia de estrategia de vida en el ratón del pastizal pampeano (Akodon azarae)*. 256 p. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires. [No publicada].